

LE RYTHME NYCTHÉMÉRAL DES LARVES D'AESCHNES.

PAR R. PAULIAN et A. SERFATY.

Dans l'ouvrage général qu'il consacrait récemment à la Psychologie Zoologique, H. PIERON a accordé un chapitre au rythme nycthémeral et montré l'intérêt que présente son étude. Chez les Insectes, de tels rythmes n'ont été étudiés que rarement et selon des méthodes très différentes. Leur étude a cependant permis de préciser que chez des Coléoptères comme *Photinus* ou *Leptinotarsa* et chez des Phasmes, le rythme observé est un rythme induit, à persistance d'une durée parfois très faible.

Il était intéressant d'analyser ce rythme chez des Insectes dominés par leur sens optique (ABBOTT, BALDUS) et de rechercher si, chez eux aussi, le rythme présentait une certaine persistance, dans des conditions d'éclairement artificiellement fixes.

Les difficultés actuelles ne nous ont pas permis de pousser aussi loin que nous l'aurions désiré, nos recherches ; mais les résultats obtenus présentent déjà un certain intérêt.

*Matériel et technique.* — Nous avons utilisé des larves d'Odonates *Aeschna cyanea* Müll. récoltées aux environs de Paris. Avant toute expérience elles ont été conservées à jeun pendant une période d'au moins quinze jours. Ainsi disparaissait l'action possible d'une accoutumance à certaines heures de repas dont SHIRLEY avait établi la réalité chez les Rats. Les larves utilisées étaient âgées, mais encore assez loin de l'état adulte. De l'observation de deux graphiques relatifs à des sujets ayant présenté une mue très peu de temps après les expériences, on peut conclure que la mue n'intervient, dans le comportement général de ces larves, que pour en réduire l'activité générale, sans modifier le rythme.

D'autre part les expériences ont été poursuivies à température sensiblement constante : 20° à 24°, sensiblement fixe pendant le cours de chaque expérience.

L'obligation de conserver les larves dans l'eau<sup>1</sup>, ne nous a pas permis d'utiliser un dispositif actographique comme celui que

1. On sait que, d'après TILLYARD, les grosses larves d'Aeschnes peuvent vivre quelque temps en atmosphère humide et qu'il leur arrive de sortir volontairement de l'eau. Mais employer des larves dans ces conditions risquait de fausser la signification des expériences car cette migration hors de l'eau n'est pas un phénomène constant normal ; elle doit correspondre à des conditions météorologiques spéciales.

CHAUVIN a mis au point. Après des essais variés, nous nous sommes arrêtés à un dispositif du type myographe. Une des extrémités d'un fil de soie est collée au milieu du notum de la larve par une goutte de collodion, l'autre est fixée à un myographe spécial très sensible, que l'un de nous a déjà utilisé lors de certaines études de physiologie comparée. Voici la description succincte de ce dernier<sup>1</sup> : un large bouchon est creusé d'une gouttière ; dans les bords de celle-ci pivotent librement les extrémités d'un axe supportant fixé en son centre un long et très léger style de paille. A l'extrémité de ce style se trouve fixé le fil de soie.

Les déplacements du style provoqués par des mouvements même très légers de l'animal, sont inscrits sur un cylindre enregistreur faisant un tour complet en 24 heures. Il est bon d'utiliser un papier légèrement noirci afin de réduire au maximum les frottements. Un réglage minutieux de l'ensemble du dispositif est nécessaire, si l'on désire obtenir un bon enregistrement. L'expérience sera préparée au moins 24 heures à l'avance, afin de laisser l'animal se reposer et s'adapter au récipient qui lui est offert. Un liège fixé au fond du cristalliseur donne ainsi une surface peu glissante (voir schéma de l'appareil).

#### RÉSULTATS

*Le rythme en lui-même.* — Le tracé normal montre des variations individuelles assez sensibles. Sur ce tracé les deux modes de locomotion habituels à la larve sont aisés à distinguer. La marche simple se traduit par de très faibles indentations, tandis que la nage par propulsion rectale s'inscrit en hautes oscillations. En nous limitant à ces dernières<sup>2</sup> nous pouvons établir que l'activité normale est intense d'environ 6 h. à environ 21 h. ; lorsque la lune n'éclaire que faiblement pendant la période nocturne l'activité s'y trouve très faible. Au contraire, en pleine lune, la période active est plus prolongée. Au matin la reprise d'activité est lente et relativement progressive. Parfois, de nuit, l'Insecte est sujet à des déplacements de grande amplitude, mais ceux-ci sont en quelque sorte isolés et accidentels. Pendant la période diurne l'activité totale est peu considérable. Un tracé ne donne guère qu'une centaine de « propulsions » en 16 heures de temps. Et ces propulsions ne se répartissent pas au hasard, elles montrent une très nette tendance à se grouper par paquet de quatre ou cinq, voire dix ou

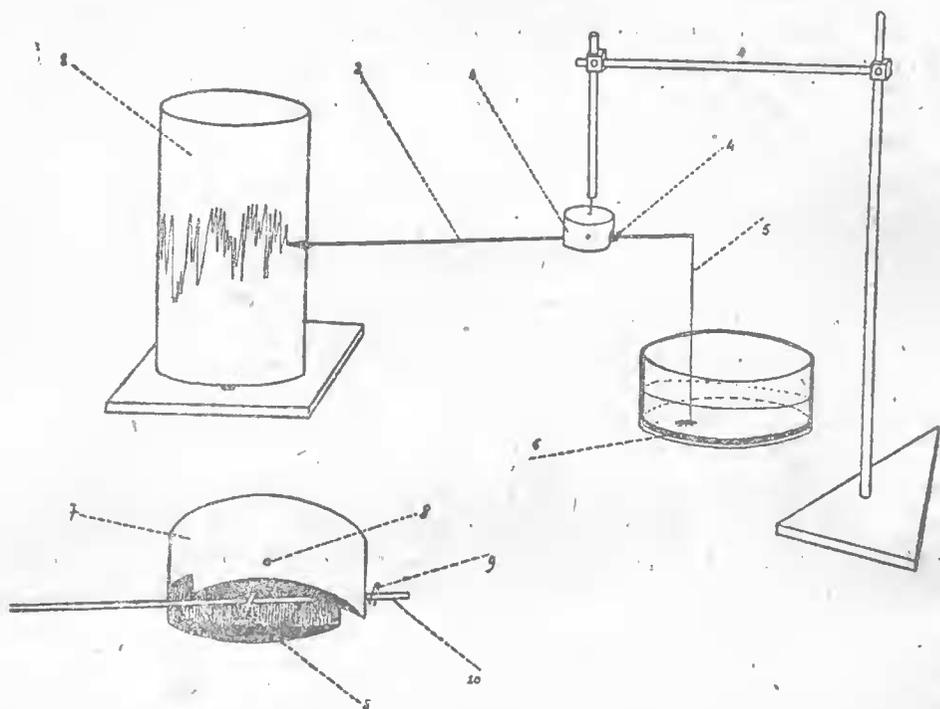
1. Pour la description détaillée de ce myographe : Voir le Traité de JULLIEN : *Travaux pratiques de Physiologie et principes d'expérimentation*. Paris, Librairie J.-B. Baillièrre et fils, 1935.

2. Les tracés montrent au contraire que des déplacements de faible amplitude, effectués à la marche, peuvent avoir lieu pendant la totalité des 24 heures.

vingt, séparés par des périodes de repos, révélant l'existence d'un rythme élémentaire, rythme dont PIERON a donné un très remarquable exemple chez les Poissons de profondeur. Cette périodicité des « moments d'activité » est tout à fait indépendante des conditions d'éclairage (graph. 2).

Les différences très sensibles relevées dans le détail des rythmes individuels, permettent d'établir que, selon les individus, il peut exister des pauses, se situant de façon différente dans la journée ; souvent ces pauses paraissent correspondre aux heures d'éclairage maximum, le maximum d'activité au contraire, se situant dans la soirée.

*L'action de la lumière continue.* — Le rôle de la lumière lunaire permettait de supposer qu'en réalisant un éclairage continu, cons-



tant, on verrait disparaître la période de repos nocturne. Or il n'en est rien. Avec des éclairages assez intenses<sup>1</sup>, absolument constants, tels que celui fourni par une lampe électrique de 49 W. à 50 cm., on obtient bien une réduction de la durée de la période d'arrêt ; celle-ci débute plus tard et s'achève plus tôt ; mais, malgré cela, pendant environ 5 heures, l'animal demeure immobile. Cet éclairage provoque en général un accroissement de l'amplitude des propulsions, avec une réduction de leur fréquence.

1. Les U. V. n'étaient pas émis par les lampes utilisées, mais, dans la nature, il est peu vraisemblable qu'une dose sensible de ces rayons puissent traverser la couche d'eau qui entoure l'Insecte.

Nous n'avons pu, de par les circonstances, établir si, au bout d'un certain temps d'éclairage continu les périodes d'activité se répartissaient uniformément sur les 24 heures, et, en ce cas, quel était le seuil de persistance du rythme normal.

*L'action de l'obscurité continue.* — A l'obscurité continue l'activité générale devient très faible (graph. 1). Il est cependant possible de retrouver encore, sur des individus conservés à l'obscurité trois jours avant la mise en expérience, un rythme faible ; l'activité, se traduisant par une cinquantaine de propulsions, se localise dans le temps entre 9 heures et 24 heures. De nuit, et au début de la matinée, l'activité est nulle. Le rythme d'activité élémentaire prend une netteté particulière dans ce cas, rendu plus évident par la raréfaction des mouvements de grande amplitude.

Sur un sujet conservé une semaine à l'obscurité, l'activité de propulsion s'annule complètement et l'activité générale se trouve réduite à des déplacements des pattes, déplacements qui se répartissent uniformément sur les 24 heures.

On pouvait se demander si l'excitation lumineuse responsable, en dernière analyse, du rythme nycthéral, était perçue uniquement par les yeux, ou s'il existait une sensibilité dermatoptique plus ou moins diffuse. Étant donné l'importance de premier plan présentée par la vision dans le comportement de ces larves, nous penchions pour la première hypothèse. Or, des larves à yeux et à ocelles vernis, sujets qui ne répondaient plus à un objet en mouvement dans leur champ de vision binoculaire, présentent encore, après une douzaine jours, s'ils ont été conservés dans des conditions naturelles, un rythme nycthéral très net. Ce rythme ne présente pas de différences essentielles avec le rythme d'un Insecte normal. Des sujets aveuglés, conservés le même temps à l'obscurité continue, n'ont plus d'activité rythmique.

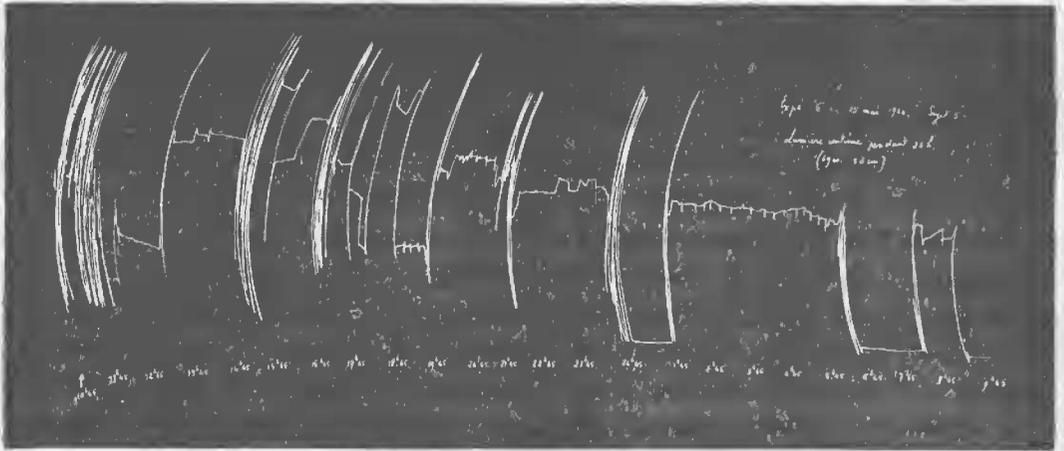
En somme le rythme d'éclairement normal est indispensable à la conservation du rythme d'activité, mais il est perçu par l'ensemble du corps aussi bien que par les yeux.

*Les inversions du rythme.* — Les essais de MELLAMBY lui ont montré que, chez les Blattes, l'action de l'obscurité, qui déclenche ici les mouvements, ne pouvait se faire sentir, aux heures normalement éclairées, que si les heures obscures avaient été illuminées.

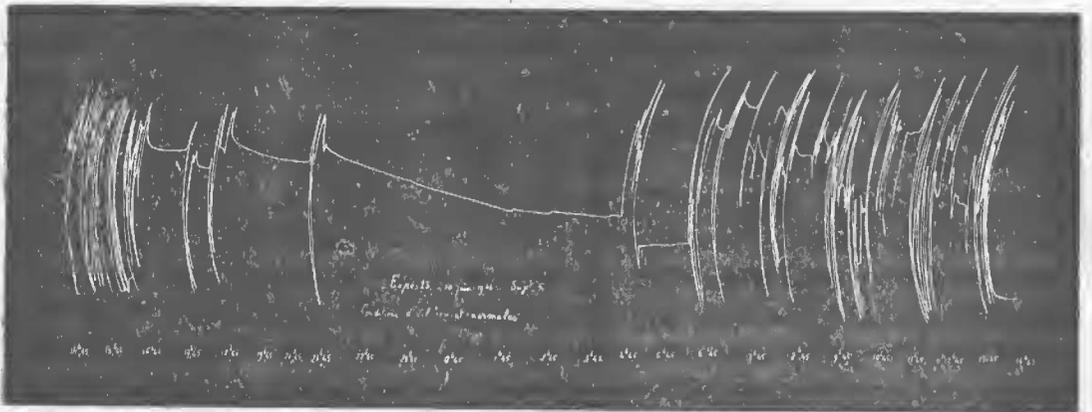
Avec les larves d'*Aeschnes*, les résultats obtenus sont exactement superposables.

Lorsque l'on prolonge la période normale d'éclairement on observe une persistance du rythme d'activité (graph. 3).

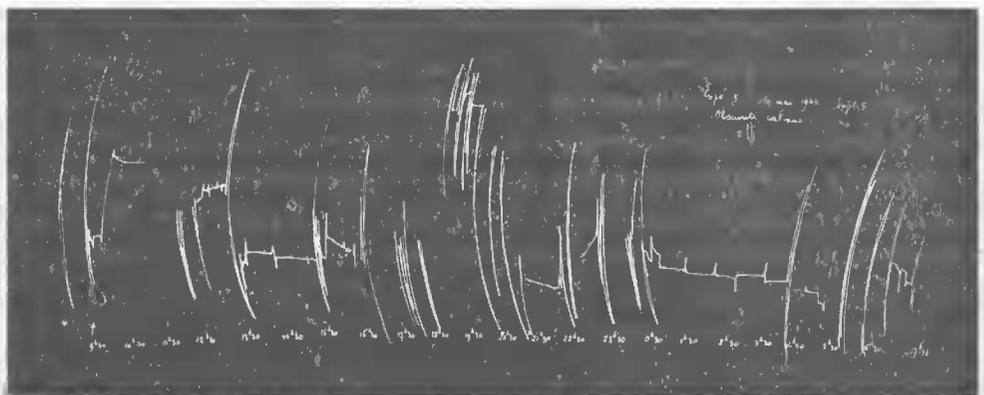
Au contraire si l'on plonge un animal qui est au début de son activité diurne, à l'obscurité, on raréfie ses mouvements pendant le reste de la journée.



1



2



3

La mise du sujet à la lumière à la tombée de la nuit, achevant en somme l'inversion du rythme d'éclairement, provoque une reprise d'activité, d'intensité presque normale et qui se poursuit, avec un rythme élémentaire sous-tendu pendant toute la période d'éclairement.

En somme c'est l'action de l'éclairement pendant la période où il détermine une activité : nuit chez les Blattes, jour chez les Aeschnes, qui détermine le rythme. Celui-ci ne peut être rompu que par une inversion portant sur cette période ou à la longue par une persistance de conditions constantes.

#### CONCLUSIONS.

Les larves d'*Aeschna* présentent, à jeun, à température constante, un rythme d'activité nycthémeraie très net.

Ce rythme dissocie les deux modes de déplacements : de jour la larve nage plus qu'elle ne marche ; de nuit la larve ne fait que marcher.

Pendant les périodes d'activité les mouvements ne sont pas continus, mais suivent un rythme élémentaire.

Le rythme nycthémeraie ainsi mis en évidence appartient au type des rythmes induits. Il a une persistance de quatre à six jours.

L'action rythmogène de la lumière n'est pas perçue par l'Insecte seulement par ses yeux, mais aussi par l'intermédiaire d'une sensibilité dermatoptique diffuse.

Pendant les périodes d'activité, un accroissement de l'intensité lumineuse provoque un accroissement de la fréquence des mouvements, de leur intensité, et, jusqu'à un certain point, de leur durée.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BALDUS (K.). Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation der Libellen *Aeschna cynea*. *Zeits. vergl. Physiol.*, III, 1926, p. 475-505.
- BENTLEY (E. W.), GUNN (D. L.), EWER (D. W.). The biology of *Ptinus tectus*... I. The daily rhythm. *Journ. Exp. Biol.*, XVIII, 1941, p. 182-195, 8 fig.
- GRISON (P.). Rythme d'activité chez *Leptinotarsa decemlineata* Say. et leur importance pour l'étude du phototropisme. *Bull. Soc. zool. France*, LXVIII, 1944, p. 100-107, figs.
- MELLAMBY (K.). The daily rhythm of activity of the Cock-roach *Blatta orientalis*. *Journ. Exp. Biol.*, XVII, 1940, p. 278.
- PIÉRON (H.). Psychologie Zoologique. *Nouveau traité de Psychologie*, VIII, 1, 1941, 255 p., figs.

Laboratoire de Physiologie comparée du Muséum  
et de Biologie animale du P. C. B.